昆 虫 学 报 *Acta Entomologica Sinica*, December 2011, 54(12): 1406 -1415　　ISSN 0454-6296

放牧对内蒙古典型草原粪金龟子群落的影响

刘新民*
（内蒙古师范大学生命科学与技术学院，呼和浩特 010022）

摘要：为阐明放牧对粪金龟子群落的影响，于2004 年5 -9 月，选择内蒙古典型草原不同放牧强度（无放牧、适度放牧和过度放牧）草地为样地，采用诱捕法采集粪金龟子标本，分析了放牧对粪金龟子群落的影响。结果表明：共捕获粪金龟子60 839 头，隶属于3 科5 属24 种。放牧影响下，粪金龟子群落个体数、种数和生物量均发生显著变化，不同粪金龟子对放牧的敏感性不同，并具有明显的季节特征。Pearson 相关分析表明，春季粪金龟子群落个体数、生物量、种数以及符号蜉金龟 *Aphodius comma* 和马粪蜉金龟 *Aphodius subterraneus* 个体数与放牧强度提高之间存在显著负相关关系；夏季粪金龟子群落种数和叉角粪金龟 *Ceratophyus polyceros* 个体数与放牧强度提高也呈显著负相关；秋季粪金龟子群落生物量和种数以及费氏粪金龟 *Ceratophyus fischeri*、墨侧裸蜣螂 *Gymnopleurus mopsus* 和小驼嗡蜣螂 *Onthophagus gibbulus* 个体数与放牧强度提高之间存在显著正相关关系。依据体长、体重和行为特征，将粪金龟子划分为4 个功能群，放牧对体型较小的功能群Ⅲ和Ⅳ的影响较显著。指示值计算结果表明，费氏粪金龟、毛蜉金龟 *Aphodius scofa* 和马粪蜉金龟可以作为不同放牧强度草地的特征指示种。

关键词：典型草原；放牧；粪金龟子群落；指示值法；功能群；内蒙古
中图分类号：Q968　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2011)12-1406-10

Influence of grazing activity on dung beetle assemblages in a typical steppe in Inner Mongolia

LIU Xin-Min* (College of Life Science and Technology, Inner Mongolia Normal University, Huhhot 010022, China)

Abstract: From May to September 2004, choosing grasslands under different grazing pressure (*i. e.*, ungrazed grassland, moderately grazed grassland and overgrazed grassland) as sampling plots in a typical steppe in Inner Mongolia, and collecting dung beetles by pitfall trap method, we analyzed the influences of grazing activity on dung beetle assemblages in order to clarify the effects of grazing activity on dung beetle assemblage. The results indicated that a total of 60 839 dung beetles belonging to 3 families, 5 genera and 24 species were captured. As grazing pressure increased, the changes of the number of individuals, biomass and species number of dung beetle assemblages were significantly different. Different dung beetles showed distinct sensitivity to grazing activity. All above indices of dung beetle assemblages had obviously seasonal characteristics. The Pearson corelation analysis showed that the individual number, biomass and species number of dung beetle assemblages as well as the numbers of individuals of *Aphodius comma* and *Aphodius subterraneus* had significant negative correlation with the increase of grazing pressure in spring. Moreover, the species number of dung beetle assemblage and the number of individuals of *Ceratophyus polyceros* had significant negative correlation with grazing pressure in summer. But in autumn, the biomass and species number of dung beete assemblages as well as the numbers of individuals of *Ceratophyus fischeri*, *Gymnopleurus mopsus* and *Onthophagus gibbulus* had significant positive correlation with the increase of grazing pressure. Based on body length, body weight and behavioral characteristics of dung beetles, four functional groups were classified. Grazing activity had greater influences on functional group Ⅲ and Ⅳ, whose body size were relative small. The results caculated with the IndVals method showed that *C. fischeri*, *Aphodius scofa* and *A. subterraneus* could be used as the indicator species to define grasslands under different grazing pressure in typical steppes in Innner Mongolia.

基金项目：国家自然科学基金项目(40761016)
作者简介：刘新民，男，1961 年5 月生，内蒙古呼和浩特人，博士，教授，主要从事动物生态学研究
* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: liuxm6596671@163.com
收稿日期 Received: 2011-07-29；接受日期 Accepted: 2011-10-25

Key words：Typical steppe；grazing activity；dung beetle assemblage；IndVals method；functional group；Inner Mongolia

粪金龟子(dung beetles)主要包括粪金龟科(Geotrupidae)、金龟科(Scarabaeidae)和蜉金龟科(Aphodiidae)中的种类，它们以哺乳动物粪为食，或把哺乳动物粪作为繁殖活动的场所(Halffter and Mathews，1966，Halffter，1977；刘新民和杨劼，2004)。通过取食和活动过程中对哺乳动物粪的处理，粪金龟子体现出包括促进生态系统养分循环、协助植物种子二次扩散和放牧牲畜寄生虫控制等一系列生态系统功能(Nichols *et al.*，2008)。在保持生态系统(特别是放牧生态系统)完整性方面有重要作用(Slade *et al.*，2007；Nichols *et al.*，2008)。

鉴于对环境变化的较窄耐性、群落结构的复杂性和对环境扰动的敏感性(Nichols *et al.*，2008)，粪金龟子可以用来表征或监测环境的变化，是检验人为干扰与生物群落结构之间关系的一类较好的指示生物(Davis *et al.*，2004；Spector，2006)。放牧生态系统中，粪金龟子对生境的选择主要受气候、土壤类型、植被结构和哺乳动物组成等因素的影响(Davis，1996；Escobar，2004；Davis *et al.*，2008)，尤其值得注意的是，由于对哺乳动物粪的强烈依赖，哺乳动物的群落组成对粪金龟子群落有重要影响(Nichols *et al.*，2007)。在自然或人为扰动导致的环境变化中，植被结构和哺乳动物组成属于易变因素(Jankielsohn *et al.*，2001；Verdú *et al.*，2007)，粪金龟子的个体数和物种组成对该类环境变化会产生快速而显著的响应(Escobar *et al.*，2007；Nichols *et al.*，2007；Jacobs *et al.*，2010)。

放牧对草地生态系统可以形成多方面影响(侯扶江和杨中艺，2006)。在内蒙古典型草原，随放牧强度提高，植物种数、群落高度、盖度和地上生物量明显降低(陈灵芝和王祖望，1999)。本研究以内蒙古典型草原不同放牧强度草地为研究地点，以粪金龟子为研究对象，分析了粪金龟子群落与放牧强度变化之间的关系，以期为放牧导致的典型草原退化的监测提供粪金龟子方面的依据。

1　材料和方法

1.1　研究区概况

研究地点选择在内蒙古锡林郭勒盟白音锡勒牧场境内，地理坐标 43°26′～44°08′N 和 116°04′～117°05′E，属温带草原区的内蒙古高原典型草原区，地势由东南向西北倾斜，海拔介于 1 000～1 500 m 之间；锡林河横贯境内，分本区为南北两部分，北部为丘陵、塔拉相间的坡状高平原，南部为多级玄武岩阶地与丘陵宽谷相间。气候为温带半干旱温凉气候，大陆性特点明显，冬季寒冷干燥，夏季温热湿润，年均温 -0.4℃，无霜期 86 d，年降水量 350 mm，集中于 6－8 月，且年变幅大，年蒸发量 1 665 mm。土壤主要有典型栗钙土和厚层栗钙土，质地多砂壤或壤砂。以大针茅 *Stipa grandis*，克氏针茅 *Stipa krylovii* 和蒿类为主的草原群落及以羊草 *Aneurolepidium chinensis* 和小禾草为主的草原群落为典型草原的主体，广泛分布在锡林郭勒中西部的台地、丘陵宽谷和塔拉上。

1.2　样地设置

在研究区内，定性选择无放牧、适度放牧和过度放牧 3 种不同放牧强度草地。

无放牧草地：选择中国科学院内蒙古草原生态系统定位研究站于 1979 年建立的大针茅草原永久围栏样地(姜恕，1988)为采样点，面积约 25 hm^2，地理坐标 43°33′N 和 116°49′E，土壤为典型栗钙土或暗栗钙土，植物优势种或建群种为大针茅、克氏针茅和蒿类，种饱和度 25 种/m^2，变幅 11～45 种/m^2，生长季草高 40～60 cm，平均盖度 30%～40%。由于处于围封禁牧状态，基本排除了人为活动和放牧的干扰，草地内植物立枯体较多，地面枯落物层较厚。

适度放牧草地：选择在内蒙古农业大学设置的划区轮牧实验地内(蒙荣等，2004)，地理坐标 43°34′N 和 116°40′E，面积约 66.67 hm^2，划分有 5 个实验小区，各小区面积均为 13.33 hm^2。于 2001 年春季建立围栏，每年春季开始放牧，秋季结束，暖季载畜率平均约为 3 个羊单位/hm^2。选择其中 1 个小区为适度放牧草地采样点，由于采取了围封轮牧的管理方法，牧草长势良好，与无放牧草地比较，适度的放牧和打草使草地内植物立枯较少，同时地面枯落物层也相对较薄。

过度放牧草地：选择无放牧草地北侧的自由放牧草地为采样点。由于长年高强度放牧绵羊，草地严重退化，生长季草群明显较矮，植被覆盖度较小，部分地段可发生地面裸露，但植物群落性质与

无放牧草地基本相同。

3 种草地的植被和土壤状况见表 1。

表 1　样地背景资料

Table 1　Basic information of sampling plots in this study

样地 Plots	草高(cm) Hight of grass	植物生物量(g/m^2) Biomass of grass	土壤 pH Soil pH	土壤有机质(%) Organic matter	土壤全氮(%) Total N	土壤全磷(%) Total P
UGG	27.6 ±2.9 b	31.0 ±1.3 a	7.89	1.66	0.27	0.04
MGG	43.3 ±9.0 a	12.5 ±2.5 b	8.05	1.71	0.29	0.04
OGG	14.7 ±5.2 c	12.3 ±1.0 b	7.97	1.62	0.26	0.04

UGG：无放牧草地 Ungrazed grassland；MGG：适度放牧草地 Moderately grazed grassland；OGG：过度放牧草地 Overgrazed grassland. 下同 The same below. 同列数据后不同字母表示差异显著($P<0.05$，Duncan 氏检验)。Different letters following the data in the same column indicate significant difference ($P<0.05$, Duncan's test) among plots.

1.3　采样方法和标本鉴定

野外采样于2004 年5，7 和9 月(春季、夏季和秋季)进行。在选定的 3 种放牧草地中，以诱捕法采集粪金龟子标本，诱捕器为体积约 1 000 mL，桶口直径约 25 cm 的塑料桶，将诱捕器埋入土中，桶口与地面平齐，桶中装入约 250 mL 水，加入适量洗洁精和杀虫剂。收集鲜马粪，约250 g，装入适当大小尼龙网袋中，将尼龙网袋悬挂在桶口。每次在每样地的中心地段放置 10 个诱捕器，诱捕器之间间隔约 2 m。每次采样时，诱捕器在 8:00 – 9:00 之间完成设置，24 h 后收集落入诱捕器的所有粪金龟子标本，75% 酒精中保存，实验室内依据有关文献(Balthasar，1964；刘广瑞等，1997)进行分类和鉴定。

1.4　数据统计与分析

统计不同草地中捕获的粪金龟子种数和个体数，测定生物量(以风干重计)，所得数据做正态检验和对数转换。个体数占群落总个体数 10% 以上的粪金龟子物种为优势种，1% ~ 10% 为常见种，低于 1% 为稀少种。用双因素方差分析(two-way ANOVA)检验不同采样时间之间、不同放牧草地之间以及两者交互作用对粪金龟子群落个体数、生物量和种数以及粪金龟子种个体数的影响。用单因素方差分析(one-way ANOVA)中的 Duncan 氏检验以上指标的显著差异。3 种放牧强度（无放牧、适度放牧和过度放牧）草地以顺序属性分别赋值 1，2 和 3，以 Pearson 相关分析确定粪金龟子群落个体数、生物量和种数以及粪金龟子个体数与放牧强度变化之间的相关关系。

以 Shannon-Wiener 指数(H')、Odum 丰富度指数(D_O)和 Pielou 均匀度指数(E)（钱迎倩和马克平，1994)计算粪金龟子的群落多样性。计算不同放牧草地、不同采样时间粪金龟子群落之间的 Sorensen 指数(钱迎倩和马克平，1994)，并以个体数为属性，对粪金龟子群落进行 DCA 排序。以各放牧草地中每次采样设置的诱捕器为 1 组样方，采用指示值法(IndVals method)(Dufrêne and Legendre，1997)计算粪金龟子的指示值(IndVals)，将在某放牧草地中指示值大于 70% 的粪金龟子确定为该放牧草地的特征指示种(characteristic species)，指示值在 5% ~ 70% 之间的粪金龟子作为放牧导致的草原退化的监测种(detector species)(McGeoch *et al*.，2002)，以 Pearson 相关分析确定粪金龟子指示值与放牧强度变化之间的相关关系。

数据的计算和分析在 Excel 2003、SPSS 11.5 和 Canoco 4.5 中完成。

2　结果与分析

2.1　放牧对粪金龟子群落组成的影响

共设置诱捕器 90 个，捕获粪金龟子 60 839 头，隶属于 3 科，5 属，24 种。优势种为符号蜉金龟 *Aphodius comma* 和直蜉金龟 *Aphodius rectus*，占群落总个体数的比例分别为 57.45% 和 13.75%；常见种包括黑缘嗡蜣螂 *Onthophagus marginalis nigrimargo*（8.92%）、小驼嗡蜣螂 *Onthophagus gibbulus*（6.13%）、双顶嗡蜣螂 *Onthophagus bivertex*（5.45%）、游荡蜉金龟 *Aphodius erraticus*（3.59%）和污色蜉金龟 *Aphodius sordidus*（3.46%）等 5 种；其余 17 种为稀少种，合计占总捕获量的比例为1.25%。

粪金龟子群落个体数、生物量和种数对放牧强度提高有不同的响应形式(表 2，表 3)。双因素方差分析表明，不同放牧强度草地之间、不同季节之

间粪金龟子群落个体数和种数均有显著差异($P<0.05$)，但生物量无显著差异($P>0.05$)；放牧强度和季节交互作用下粪金龟子群落个体数和生物量有显著差异($P<0.05$)，种数无显著差异($P>0.05$)。

粪金龟子群落 3 项指标随放牧强度变化表现出显著的季节差别，春季粪金龟子群落个体数随放牧强度提高呈递减趋势(单因素方差分析：$P<0.05$)，且极显著相关(Pearson 相关分析：$r=-0.681$，$P<0.01$)，夏季为适度放牧草地最高(单因素方差分析：$P>0.05$)，秋季则为过度放牧草地>无放牧草地>适度放牧草地(单因素方差分析：$P<0.05$)，但均不存在显著相关关系(Pearson 相关分析：$P>0.05$)。粪金龟子群落生物量随放牧强度提高的变化与个体数相似，不同的是，生物量放牧强度提高之间在秋季存在显著的正相关(单因素方差分析：$P<0.05$；Pearson 相关分析：$r=0.411$，P

表 2　内蒙古典型草原放牧影响下粪金龟子群落物种组成和丰度的变化

Table 2　Changes in species composition and abundance of dung beetle assemblages in different grazing grasslands in a typical steppe in Inner Mongolia

物种 Species	春季 Spring			夏季 Summer			秋季 Autumn		
	UGG	MGG	OGG	UGG	MGG	OGG	UGG	MGG	OGG
粪堆粪金龟 *Geotrupes stercorarius*	0.0 a	0.3 a	0.0 a	4.3 a	8.1 ab	2.3 b	0.1 a	0.0 a	0.0 a
费氏粪金龟 *Ceratophyus fischeri*	0.1 a	0.3 a	0.0 a	0.9 a	1.2 a	2.0 a	0.1 b	0.2 b	1.9 a
叉角粪金龟 *Ceratophyus polyceros*	0.0 a	0.2 a	0.1 a	0.4 a	0.0 b	0.0 b	0.0 a	0.0 a	0.2 a
墨侧裸蜣螂 *Gymnopleurus mopsus*	5.1 a	1.6 b	3.2 ab	1.2 a	0.1 b	1.3 a	0.5 b	0.0 b	1.9 a
小驼嗡蜣螂 *Onthophagus gibbulus*	0.0	0.0	0.0	40.5 ab	79.8 a	32.5 b	51.6 b	79.9 ab	88.4 a
黑缘嗡蜣螂 *Onthophagus marginalis nigrimargo*	207.6 a	106.8 b	169.7 a	7.5 a	3.0 b	6.5 ab	13.4 a	14.4 a	13.8 a
双顶嗡蜣螂 *Onthophagus bivertex*	16.3 a	28.8 ab	12.0 b	24.8 a	33.8 a	17.4a	73.9 a	36.7 b	87.8 a
立叉嗡蜣螂 *Onthophagus olsoufieffi*	0.3 a	0.3 a	0.3 a	0.0	0.0	0.0	0.0 a	0.0 a	0.1 a
中华嗡蜣螂 *Onthophagus sinicus*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1 a	0.1 a	0.0 a
嗡蜣螂属 *Onthophagus* sp. 1	0.4 a	0.1 a	0.0 a	0.5 a	0.1a	0.1a	0.2 a	0.0 a	0.0 a
嗡蜣螂属 *Onthophagus* sp. 2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1 a	0.0 a	0.0 a
直蜉金龟 *Aphodius rectus*	0.7 ab	3.1 a	0.0 b	0.0	0.0	0.0	360.2 a	19.0 b	453.4 a
游荡蜉金龟 *Aphodius erraticus*	4.6 a	2.0 b	2.5 ab	33.4 b	125.6 a	20.5b	9.7 b	16.2a	3.9 c
哈氏蜉金龟 *Aphodius haroldianus*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0 a	0.0 a	0.1a
蜉金龟属 *Aphodius* sp. 1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0 a	0.0 a	4.0 a
毛蜉金龟 *Aphodius scofa*	0.1a	2.2 a	0.2 a	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
甫拉蜉金龟 *Aphodius praeustus*	0.0a	0.7 a	0.0 a	0.0	0.0	0.0	0.8 a	1.2 a	2.8 a
符号蜉金龟 *Aphodius comma*	1 763.6 a	1 278.5a	453.2 b	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
布尔蜉金龟 *Aphodius burgaltaicus*	0.0 a	0.1 a	0.0 a	0.0	0.0	0.0	0.7 b	3.4 a	1.5 ab
乱蜉金龟 *Aphodius immundus*	0.0 a	0.1 a	0.0 a	0.0	0.0	0.0	0.4 b	3.3 a	1.0 ab
污色蜉金龟 *Aphodius sordidus*	0.0	0.0	0.0	46.0 a	66.4 a	97.5 a	0.0 b	0.7a	0.1 ab
泥蜉金龟 *Aphodius sordescens*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1 b	1.9a	2.4 a
蜉金龟属 *Aphodius* sp. 2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0 a	0.0 a	5.4 a
马粪蜉金龟 *Aphodius subterraneus*	1.5 a	0.5 b	0.1 b	0.0	0.0	0.0	0.4 a	0.6 a	0.4 a
个体数合计 Total number of individuals	2 000.3 a	1 425.6 ab	641.3 b	159.5 a	318.1 a	180.1 a	512.2 a	173.7 b	666.7 a
生物量 Biomass (g)	30.7 a	18.9 b	19.1 b	14.0 a	25.9 a	11.9 b	17.9 a	14.3 b	26.8 a
种数 Species number	6.9 a	6.5 ab	5.2 b	7.9 a	6.5 ab	5.6 b	7.0 b	8.3 ab	9.4 a

表中数据为每诱捕器平均值($n=10$)；同一季节内同行字母不同表示差异显著($P<0.05$)。Data in the table are mean values per trap ($n=10$). Different letters following the data in the same row mean significant difference at the 0.05 level among plots for each season.

表 3 内蒙古典型草原粪金龟子个体数与放牧强度变化的 Pearson 相关分析

Table 3 Pearson corelation analysis between the numbers of individuals of dung beetles and grazing pressure in a typical steppe in Inner Mongolia

物种 Species	春季 Spring		夏季 Summer		秋季 Autumn	
	相关系数 *r*	*P* 值 *P* value	相关系数 *r*	*P* 值 *P* value	相关系数 *r*	*P* 值 *P* value
费氏粪金龟 *Ceratophyus fischeri*					0.637	0.000
叉角粪金龟 *Ceratophyus polyceros*			-0.383	0.037		
墨侧裸蜣螂 *Gymnopleurus mopsus*					0.503	0.005
小驼嗡蜣螂 *Onthophagus gibbulus*					0.500	0.005
甫拉蜉金龟 *Aphodius praeustus*					0.361	0.050
符号蜉金龟 *Aphodius comma*	-0.633	0.000				
马粪蜉金龟 *Aphodius subterraneus*	-0.506	0.004				
个体数 Number of individuals	-0.681	0.000				
生物量 Biomass	-0.454	0.012			0.411	0.024
种数 Species number	-0.460	0.011	-0.535	0.002	0.637	0.000

表中仅列出了与放牧强度显著相关的粪金龟子和群落指标。Only dung beetles and assemblage indices having significant correlation with the changes of grazing pressure are listed.

<0.05)。种数为春季和夏季随放牧强度提高递减(单因素方差分析: $P<0.05$),秋季递增(单因素方差分析: $P<0.05$),且均存在显著相关关系(Pearson 相关分析: 春季, $r=-0.460$, $P=0.011$; 夏季, $r=-0.535$, $P=0.002$; 秋季, $r=0.637$, $P=0.000$)。

随放牧强度提高,粪金龟子群落优势种构成发生了变化。无放牧草地中优势种为符号蜉金龟(占总个体数的比例为 66.0%)和直蜉金龟(13.5%),适度放牧草地中仅有符号蜉金龟(66.5%),过度放牧下除符号蜉金龟(30.4%)和直蜉金龟(30.4%)外,还有黑缘嗡蜣螂(12.8%)。

不同粪金龟子对放牧的敏感性是有差异的(表 2)。在捕获的 24 种粪金龟子中,有 7 种与放牧强度变化之间存在显著相关关系,且有明显的季节特征(表 3)。符号蜉金龟和马粪蜉金龟(春季)、叉角粪金龟 *Ceratophyus polyceros* (夏季)个体数与放牧强度提高之间存在极显著负相关关系;费氏粪金龟 *Ceratophyus fischeri*、墨侧裸蜣螂 *Gymnopleurus mopsus* 和小驼嗡蜣螂(秋季)个体数与放牧强度提高之间存在显著正相关关系;甫拉蜉金龟 *Aphodius praeustus* (秋季)个体数与放牧强度提高虽然有显著正相关关系,但其个体数在不同放牧草地之间无显著差异(单因素方差分析: $P>0.05$)。因此,利用以上 6 种粪金龟子个体数的变化指示放牧导致的内蒙古典型草原退化是可行的。

2.2 放牧对粪金龟子群落功能群的影响

依据体长、平均个体重量和对粪的利用特征将粪金龟子划分为 4 个功能群(表 4)。

表 5 为粪金龟子功能群与放牧强度变化的关系。由表可见,不同功能群在不同季节发生程度有较大差别,功能群Ⅰ包括 3 种粪金龟和 1 种蜣螂(墨侧裸蜣螂),体型较大,全年均处在较低发生程度(个体数相对较低),并在不同放牧草地之间无显著差异($P>0.05$),即对放牧强度的变化不敏感;种数在夏季和秋季不同放牧草地之间有显著差异($P<0.05$),且为夏季适度放牧草地最低,秋季最高。

功能群Ⅱ体型小于功能群Ⅰ,主要包括研究地区分布的 7 种嗡蜣螂和 3 种体型较大的蜉金龟,以掘洞型种类为主,作为一个功能群,个体数在不同季节之间差别不大;不同放牧强度草地之间功能群Ⅱ个体数的显著差别出现在夏季,且为过度放牧草地最高,无放牧草地居中,适度放牧草地最低($P<0.05$);在春季和秋季,不同放牧强度草地之间无显著差别($P>0.05$);随放牧强度提高,功能群Ⅱ种数在春季有减少趋势($P<0.05$),夏季为适度放牧草地中较低($P<0.05$),秋季不同放牧强度草地之间无显著差异($P>0.05$)。

功能群Ⅲ和Ⅳ主要由体型较小的粪居型蜉金龟 *Aphodius* spp. 组成,2 个功能群合计有 10 种蜉金龟,功能群Ⅲ个体数在夏季和秋季不同放牧强度草

表 4　内蒙古典型草原粪金龟子功能群划分

Table 4　Classification of functional groups of dung beetles in a typical steppe in Inner Mongolia

功能群 Functional group	体长(mm) Body length	体重(mg) Body weight	行为特征 Behavioral characteristics	物种 Species	种数 Species number
Ⅰ	18.0 – 28.0	> 300	掘洞型或滚粪球型 Paracoprid or telocoprid	粪堆粪金龟 *Geotrupes stercorarius*，费氏粪金龟 *Ceratophyus fischeri*，叉角粪金龟 *Ceratophyus polyceros*，墨侧裸蜣螂 *Gymnopleurus mopsus*	4
Ⅱ	9.0 – 18.0	30 – 300	掘洞型或粪居型 Paracoprid or endocoprid	小驼嗡蜣螂 *Onthophagus gibbulus*，黑缘嗡蜣螂 *Onthophagus marginalis nigrimargo*，立叉嗡蜣螂 *Onthophagus olsoufieffi*，中华嗡蜣螂 *Onthophagus sinicus*，双顶嗡蜣螂 *Onthophagus bivertex*，嗡蜣螂属 *Onthophagus* sp. 1，嗡蜣螂属 *Onthophagus* sp. 2，游荡蜉金龟 *Aphodius erraticus*，哈氏蜉金龟 *Aphodius haroldianus*，马粪蜉金龟 *Aphodius subterraneus*	10
Ⅲ	5.0 – 9.0	10 – 30	粪居型 Endocoprid	直蜉金龟 *Aphodius rectus*，污色蜉金龟 *Aphodius sordidus*，蜉金龟属 *Aphodius* sp. 1，乱蜉金龟 *Aphodius immundus*，泥蜉金龟 *Aphodius sordescens*，蜉金龟属 *Aphodius* sp. 2	6
Ⅳ	< 5.0	< 10	粪居型 Endocoprid	毛蜉金龟 *Aphodius scofa*，甫拉蜉金龟 *Aphodius praeustus*，符号蜉金龟 *Aphodius comma*，布尔蜉金龟 *Aphodius burgaltaicus*	4

体重以 65℃烘干重计。Body weights of dung beetles were calculated based on dry weight (65℃).

表 5　内蒙古典型草原粪金龟子不同功能群个体数和种数随放牧强度的变化

Table 5　Changes of the number of individuals and species number of functional groups of dung beetles with the increase of grazing pressure in a typical steppe in Inner Mongolia

季节 Season	功能群 Functional group	个体数 Number of individuals			种数 Species number		
		UGG	MGG	OGG	UGG	MGG	OGG
春季 Spring	Ⅰ	5.2 ± 2.8 a	3.3 ± 1.9 a	1.6 ± 1.8 a	1.1 ± 0.3 a	1.1 ± 0.3 a	0.7 ± 0.8 a
	Ⅱ	230.7 ± 58.2 a	184.6 ± 68.9 a	113.2 ± 68.5 a	4.1 ± 0.7 a	3.1 ± 0.6 b	2.8 ± 1.5 b
	Ⅲ	0.7 ± 0.7 a	0.0 ± 0.0 a	2.8 ± 5.4 a	0.6 ± 0.5 a	0.0 ± 0.0 a	0.4 ± 0.5 a
	Ⅳ	1 763.7 ± 870.9 a	453.4 ± 212.3 c	1 066.9 ± 806.7 b	1.1 ± 0.3 a	1.2 ± 0.4 a	1.5 ± 1.0 a
夏季 Summer	Ⅰ	6.8 ± 2.9 a	5.6 ± 9.8 a	18.8 ± 28.1 a	2.5 ± 0.8 a	1.0 ± 1.2 c	1.7 ± 1.7 b
	Ⅱ	106.7 ± 46.5 b	77.0 ± 77.8 c	242.3 ± 151.9 a	4.4 ± 0.5 a	3.6 ± 1.2 bc	4.1 ± 0.3 ab
	Ⅲ	46.0 ± 42.5 b	97.5 ± 78.9 a	66.4 ± 103.0 b	1.0 ± 0.0 a	1.0 ± 0.0 a	1.0 ± 0.0 a
	Ⅳ	0.0 ± 0.0 a	0.0 ± 0.0 a	0.0 ± 0.0 a	0.0 ± 0.0 a	0.0 ± 0.0 a	0.0 ± 0.0 a
秋季 Autumn	Ⅰ	0.7 ± 0.8 a	4.0 ± 2.9 a	0.2 ± 0.4 a	0.4 ± 0.5 b	2.0 ± 0.8 a	0.2 ± 0.4 b
	Ⅱ	149.4 ± 46.3 a	194.5 ± 83.4 a	147.7 ± 32.0 a	4.6 ± 1.0 a	4.4 ± 0.5 a	4.7 ± 0.7 a
	Ⅲ	360.6 ± 91.5 b	463.9 ± 253.8 a	21.2 ± 8.2 c	1.2 ± 0.4 b	1.7 ± 0.7 b	2.3 ± 0.5 a
	Ⅳ	1.5 ± 1.5 a	4.3 ± 4.4 a	4.6 ± 3.9 a	0.6 ± 0.5 b	1.3 ± 0.8 a	1.1 ± 0.7 a

表中数据为平均值 ± 标准差 ($n = 10$)；对同一指数同行不同字母表示差异显著($P < 0.05$)。Data in the table are mean values ± *SD* ($n = 10$). Different letters in the same row indicate significant difference ($P < 0.05$) among plots for the same index.

地之间有显著差异($P < 0.05$)，并适度放牧草地中最高；不同放牧草地之间种数仅在秋季有显著差异($P < 0.05$)，且为过度放牧草地最高。功能群Ⅳ主要发生在春季，并以符号蜉金龟为主，不同放牧草地中个体数的大小次序为过度放牧草地 > 无放牧草地 > 适度放牧草地($P < 0.05$)；不同放牧强度草地种数之间在秋季有显著差异($P < 0.05$)，为无放牧草地最低。

2.3　放牧影响下粪金龟子群落多样性和相似性的变化

不同放牧强度下土壤金龟子群落多样性和相似性的变化，可以进一步反映由于放牧干扰引起的群落结构上的变化。春季，Shannon-Weiner 多样性指数(H')和 Pielou 均匀度指数(E)显示随放牧强度的

提高粪金龟子群落物种多样性呈升高趋势，过度放牧下指数值最高（表 6），Odum 丰富度指数（D_O）则为适度放牧草地最高、过度放牧草地最低；夏季，3 种多样性指数均显示随放牧强度提高呈升高趋势；秋季，Odum 丰富度指数随放牧强度提高而升高，其他 2 种多样性指数的变化均为适度放牧草地最高。这是否与过度放牧草地中哺乳动物粪便和植被的特殊状况有关，需进一步证实。

表 6　内蒙古典型草原不同放牧草地粪金龟子群落的物种多样性

Table 6　The species biodiversity of dung beetle assembleges in different grazing grasslands in a typical steppe in Inner Mongolia

多样性指数 Biodiversity indices	春季 Spring			夏季 Summer			秋季 Autumn		
	UGG	MGG	OGG	UGG	MGG	OGG	UGG	MGG	OGG
H'	0.4267	0.4259	0.7285	1.3797	1.4426	1.6637	0.9754	1.5892	1.0881
D_O	1.1107	1.6728	1.0267	1.2006	1.1159	1.3560	1.7562	1.6061	2.0443
E	0.1780	0.1536	0.3316	0.6279	0.6566	0.7225	0.3602	0.6395	0.3765

以物种的个体数为属性，对 3 次采样获得的 3 种放牧草地的 9 个粪金龟子群落进行了 DCA 排序分析（图 1），结果表明，同一采样时间不同放牧草地的粪金龟子群落之间具有较高的相似性，不同采样时间的粪金龟子群落之间的相似性较低；且以夏季不同放牧草地粪金龟子群落之间的相似性最高（3 个粪金龟子群落之间的 Sorensen 指数值在 0.9474 ~ 1.0000 之间），秋季相似性最低（Sorensen 指数值在 0.6667 ~ 0.8148 之间），并无放牧和过度放牧草地之间相似性最低（Sorensen 指数为 0.6667）。根据前文的分析，放牧强度的变化主要导致粪金龟子群落稀少种的增减，因而不同放牧强度下粪金龟子群落相似性的变化主要是群落中稀少种的变化造成的。

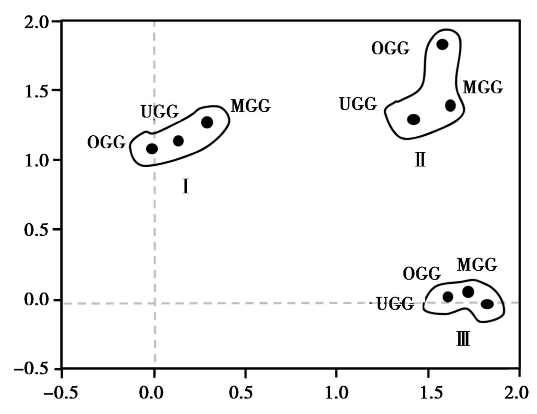


图 1　内蒙古典型草原不同采样时间、不同放牧草地粪金龟子群落的 DCA 排序分析

Fig. 1　DCA for dung beetle assemblages in different sampling seasons and different grazing grasslands in a typical steppe in Inner Mongolia

Ⅰ：春季 Spring；Ⅱ：夏季 Summer；Ⅲ：秋季 Autumn.

2.4　粪金龟子在不同放牧草地中的指示值及其变化

表 7 是研究区 2004 年春季、夏季和秋季粪金龟子的指示值计算结果。3 个季节指示值的频度分布基本一致，即指示值较大和较小的粪金龟子种较少，大部分种的指示值为 50% 左右。夏季指示值的频度分布更符合以上情况，春季和秋季指示值为 0% 的粪金龟子相对较多。

不同季节指示值大于 70% 的粪金龟子有毛蜉金龟（春季适度放牧下指示值 88.00%）、马粪蜉金龟（春季无放牧下指示值 71.43%）和费氏粪金龟（秋季过度放牧下指示值 86.36%），根据前文的分析，以上 3 种粪金龟子的指示值超过了特征指示种的指示值阈值，可以作为监测由于放牧导致的典型草原退化的特征指示种。

Pearson 相关分析的结果，指示值在 5% ~ 70% 之间的粪金龟子的指示值与放牧强度变化之间相关均不显著，即无粪金龟子可以作为放牧导致的典型草原退化的监测种。

3　讨论

作为放牧生态系统的重要组成部分，粪金龟子是草地生态系统变化的较好指示生物（Halffter, 1991；Davis and Scholtz, 2001；Davis *et al.*, 2002）；在长期进化中，它们依赖哺乳动物粪生存（Davis, 2002；Davis *et al.*, 2002），并与特定地区的环境状况（如气候、土壤和植被特征，特别是哺乳动物粪类型）密切相关（Steenkam Pand Chown, 1996；Davis, 1997；Jankielsohn *et al.*, 2001），正是这种特

表 7　内蒙古典型草原不同放牧强度草地中粪金龟子的指示值(%)

Table 7　IndVals (%) of dung beetles in different grazing grasslands in a typical steppe in Inner Mongolia

物种 Species	春季 Spring			夏季 Summer			秋季 Autumn		
	UGG	MGG	OGG	UGG	MGG	OGG	UGG	MGG	OGG
粪堆粪金龟 *Geotrupes stercorarius*	0.00	33.33	0.00	26.10	49.16	13.96	33.33	0.00	0.00
费氏粪金龟 *Ceratophyus fischeri*	16.67	50.00	0.00	17.27	23.03	38.38	4.55	9.09	86.36
叉角粪金龟 *Ceratophyus polyceros*	51.52	16.16	32.32	44.26	3.69	47.95	13.89	0.00	52.78
墨侧裸蜣螂 *Gymnopleurus mopsus*	51.52	16.16	32.32	46.15	50.00	3.85	13.89	0.00	52.78
小驼嗡蜣螂 *Onthophagus gibbulus*	0.00	0.00	0.00	23.11	45.54	18.55	23.47	36.34	40.20
黑缘嗡蜣螂 *Onthophagus marginalis nigrimargo*	42.88	22.06	35.05	35.16	14.06	30.47	32.21	34.62	33.17
双顶嗡蜣螂 *Onthophagus bivertex*	28.60	50.53	20.88	25.54	34.81	17.92	37.25	18.50	44.25
立叉嗡蜣螂 *Onthophagus olsoufieffi*	33.33	33.33	33.33	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	33.33
中华嗡蜣螂 *Onthophagus sinicus*	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	33.33	33.33	0.00
嗡蜣螂属一种 *Onthophagus* sp. 1	53.33	13.33	0.00	53.57	10.71	10.71	33.33	0.00	0.00
嗡蜣螂属一种 *Onthophagus* sp. 2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	33.33	0.00	0.00
直蜉金龟 *Aphodius rectus*	12.28	54.39	0.00	0.00	0.00	0.00	43.26	2.28	54.46
游荡蜉金龟 *Aphodius erraticus*	50.56	22.47	26.97	15.14	56.93	9.29	32.99	53.74	13.27
哈氏蜉金龟 *Aphodius haroldianus*	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	33.33
蜉金龟属一种 *Aphodius* sp. 1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	33.33
蜉金龟属一种 *Aphodius* sp. 2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	33.33
毛蜉金龟 *Aphodius scofa*	4.00	88.00	8.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
甫拉蜉金龟 *Aphodius praeustus*	0.00	33.33	0.00	0.00	0.00	0.00	12.50	60.71	26.79
符号蜉金龟 *Aphodius comma*	50.46	36.58	12.97	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
布尔蜉金龟 *Aphodius burgaltaicus*	0.00	33.33	0.00	0.00	0.00	0.00	16.67	25.00	58.33
乱蜉金龟 *Aphodius immundus*	0.00	33.33	0.00	0.00	0.00	0.00	13.33	53.33	33.33
污色蜉金龟 *Aphodius sordidus*	0.00	0.00	0.00	13.68	19.74	28.99	0.00	50.00	16.67
泥蜉金龟 *Aphodius sordescens*	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	33.33	0.00
马粪蜉金龟 *Aphodius subterraneus*	71.43	23.81	4.76	0.00	0.00	0.00	28.57	42.86	28.57

殊特征，使得粪金龟子较许多与植物有关的昆虫(Meurer-Grimes and Tavakilian，1997)具有更好的指示环境变化的能力(McGeoch *et al*.，2002；Davis *et al*.，2003)。而且，粪金龟子有相对较好的分类基础，在野外可以方便地使用诱捕法收集到较多标本(Davis，2002)。

在草地的放牧活动中，放牧牲畜种类(Davis *et al*.，2004)、放牧导致的环境因素(如植被特征)变化(Halffter and Arellano，2002；Estrada and Coates-Estrada，2002)、牲畜践踏和粪排泄(Owen-Smith，1983)对粪金龟子有显著影响(Nichols *et al*.，2008)。对于粪金龟子，牲畜粪排泄和践踏作用的影响应该是较为重要的，这种影响应该在粪金龟子群落和物种层次上均有体现。本研究的研究结果表明，全年合计计算的粪金龟子群落种数和个体数对放牧的响应程度较小，不同放牧草地粪金龟子群落之间具有较高的相似性，这与本研究选择的 3 种草地涉及的空间尺度较小、不同草地的环境特征(如植被组成和土壤特性)没有发生本质上的变化、草地之间无阻碍粪金龟子迁移的天然屏障(Davis *et al*.，2004)有直接关系。但由于不同粪金龟子发生的显著季节性特征，粪金龟子群落的种数和个体数在不同季节表现出了对放牧显著不同的响应特征。因此，在较小空间尺度上，利用粪金龟子群落特征指示放牧导致的草地环境变化时，考虑季节因素的影响很有必要。

粪金龟子功能群有不同划分方法，基本依据为粪金龟子的体型、对粪的利用和扰动方式以及埋藏

粪的速度(Doube, 1990; Jankielsohn *et al.*, 2001; Horgan, 2008)。功能群划分的意义主要在于确切地评价不同粪金龟子的生态功能，不同生境中粪金龟子功能群的组成特征显著不同。Jankielsohn 等(2001)认为，在环境变化(如草地变为灌丛)和自然环境受扰动的情况下，体型较大的粪金龟子较体型较小的粪金龟子更易受到影响；这也许与牲畜的践踏、植被状况的改变有关(Doube, 1990; Menendez and Gutierrez, 1996)，在对生境和粪资源的竞争中，较小体型的粪金龟子更具有优势，它们可以利用更大范围的微生境和食物资源(Hanski and Cambefort, 1991)。但从本研究结果看，放牧活动的增强显然对功能群Ⅲ和Ⅳ个体数的影响是比较大的。这是否与研究区域、粪金龟子种类组成、放牧草地的植被特征和放牧牲畜的种类有关需进一步研究。

根据指示值的计算公式，对某种环境高度特化(specificity)、高适合性(fedility)的物种具有较高的指示值，对生境有高适合性(表现为出现的频度较高)的物种在该生境中个体数是较高的，即与物种在不同生境梯度上的个体数量的多少和在生境梯度上的分布状况有关，而与物种在分析的生境中的总个体数量的大小关系不密切，即：粪金龟子种的个体数和其指示值大小之间的关系无明显关联，个体数高的种指示值可以较低，而个体数低的种指示值可能较高。对于个体数较高的种，利用指示值法来确定其对环境变化的指示意义应该是可以信赖的，但对于个体数较低、特别是个体数极低的种，在由于其指示值高、或变化显著要确定其为指示种时应该辅以其他方面的证据。因此，在以指示值法选择粪金龟子监测内蒙古典型草原的退化时，首先应该考虑季节因素，季节不同，可以选择作为指示种的粪金龟子不同；其次要考虑个体数因素，对于个体数量极低、指示值较高的种，选择作为指示种时应该慎重考虑。

参 考 文 献(References)

Balthasar V, 1964. Monographie der Scarabaeidae und Aphodiidae der Palaearktischen und Orientalischen Region. der Tschechlowakischen Akademie der Wissenschaften, Czechoslovakia. Band 3. 652 pp.

Chen LZ, Wang ZW, 1997. The Impact of Human Alteration on Ecosystem Diversity. Zhejiang Science and Technology Press, Hangzhou. 200 – 265. [陈灵芝, 王祖望, 1999. 人类活动对生态系统多样性的影响. 杭州: 浙江科学技术出版社. 200 – 265]

Davis ALV, 1996. Habitat associations in a South African, summer rainfall, dung beetle community (Coleoptera: Scarabaeidae, Aphodiidae, Staphylinidae, Histeridae, Hydrophilidae). *Pedobiologia*, 40: 260 – 280.

Davis ALV, 1997. Climatic and biogeographical associations of southern African dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae s. str.). *Afr. J. Ecol.*, 35: 10 – 38.

Davis ALV, 2002. Dung beetle diversity in South Africa: influential factors, conservation status, data inadequacies and survey design. *Afr. Entomol.*, 10: 53 – 65.

Davis ALV, Scholtz CH, 2001. Historical vs. ecological factors influencing global patterns of scarabaeine dung beetle diversity. *Divers. Distributions*, 7: 161 – 174.

Davis ALV, Scholtz CH, Deschodt C, 2008. Multi-scale determinants of dung beetle assemblage structure across abiotic gradients of the Kalahari-Nama Karoo ecotone, South Africa. *J. Biogeogr.*, 35: 1465 – 1480.

Davis ALV, Scholtz CH, Dooley PW, Bham N, Kryger U, 2004. Scarabaeine dung beetles as indicators of biodiversity, habitat transformation and pest control chemicals in agro-ecosystems. *South Afr. J. Sci.*, 100: 415 – 424.

Davis ALV, Scholtz CH, Philips TK, 2002. Historical biogeography of scarabaeine dung beetles. *J. Biogeogr.*, 29: 1217 – 1256.

Davis ALV, Van Aarde RJ, Scholtz CH, Delport JH, 2003. Convergence between dung beetle assemblages of a post-mining vegetational chronosequence and unmined dune forest. *Restor. Ecol.*, 11: 29 – 42.

Doube BM, 1990. A functional classification for analysis of the structure of dung beetle assemblages. *Ecol. Entomol.*, 15: 371 – 383.

Dufrêne M, Legendre *P*, 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographys*, 67: 345 – 366.

Escobar F, 2004. Diversity and composition of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages in a heterogeneous Andean landscape. *Trop. Zool.*, 17: 123 – 136.

Escobar F, Halffter G, Arellano L, 2007. From forest to pasture: an evaluation of the influence of environment and biogeography on the structure of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages along three altitudinal gradients in the Neotropical region. *Ecography*, 30: 193 – 208.

Estrada A, Coates-Estrada R, 2002. Dung beetles in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biodivers. Conserv.*, 11: 1903 – 1918.

Halffter G, 1977. Evolution of nidification in the Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Quaestiones Entomologicao*, 13: 231 – 253.

Halffter G, 1991. Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomol. Mex.*, 82: 195 – 238.

Halffter G, Arellano L, 2002. Response of dung beetle diversity to human-induced changes in a tropical landscape. *Biotropica*, 34: 144 – 154.

Halffter G, Matthews EG, 1966. The natural history of dung beetles of

the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entomol. Mex.*, 12 – 14: 1 – 312.

Hanski L, Combefort Y, 1991. Dung Beetle Ecology. Princeton University Press, Princeton, NJ. 283 – 304.

Horgan FG, 2008. Dung beetle assemblages in forests and pastures of El Salvador: a functional comparison. *Biodivers. Conserv.*, 17: 2961 – 2978.

Hou FJ, Yang ZY, 2006. Effects of grazing of livestock on grassland. *Acta Ecologica Sinica*. 26(1): 244 – 264. [侯扶江，杨中艺，2006. 放牧对草地的作用. 生态学报，26(1): 244 – 264]

Jacobs CT, Scholtz CH, Esderico F, Davis ALV, 2010. How might intensification of farming influence dung beetle diversity (Coleoptera: Scarabaeidae) in Maputo Special Reserve (Mozambique)? *J. Insect Conserv.*, 14: 389 – 399.

Jankielsohn A, Scholtz CH, Louw SV, 2001. Effect of habitat transformation on dung beetle assemblages: a comparison between a South African nature reserve and neighbouring farms. *Environ. Entomol.*, 30: 474 – 483.

Jiang S, 1988. Setting up of the grassland ecosystem research station of CAS and their research works. Research on Grassland Ecosystem No. 1. Science Press, Beijing. 1 – 11. [姜恕，1988. 中国科学院内蒙古草原生态系统定位站的建立与研究工作概述. 草原生态系统研究，第1集. 北京：科学出版社. 1 – 11]

Liu GR, Zhang YW, Wang R, 1997. The Colour Illustrated of Common Lamellicornia Beetles of Northern China. China Forestry Publishing House, Beijing. 1 – 106. [刘广瑞，章有为，王瑞，1997. 中国北方常见金龟子彩色图鉴. 北京：中国林业出版社. 1 – 106]

Liu XM, Yang J, 2004. The development of the ecological study on soil Lamellicornia beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Journal of Inner Mongolia Normal University*, 33(2): 188 – 194. [刘新民，杨劼，2004. 土壤金龟总科昆虫的生态学研究进展. 内蒙古师范大学学报，33(2): 188 – 194]

McGeoch MA, Rensburg BJV, Botes A, 2002. The verification and application of bioindicators: a case of dung beetles in a Savanna ecosystem. *J. Appl. Ecol.*, 39: 661 – 672.

Menendez R, Gutierrez D, 1996. Altitudinal effects on habitat selection of dung beetles (Scarabaeoidae: Aphodiidae) in the northern Iberian peninsula. *Ecography*, 19: 313 – 317.

Meng R, Hu QF, Wei ZJ, Zhang J, Xia J, 2004. Study on sexual reproduction of plant population of *Stipa grandis* steppe under different grazing system. *Grassland of China*, 26(4): 11 – 15. [蒙荣，胡秋芳，卫智军，张靖，夏洁，2004. 不同放牧制度大针茅草原植物种群有性繁殖能力的研究. 中国草地，26(4): 11 – 15]

Meurer-Grimes B, Tavakilian G, 1997. Chemistry of cerambycid host plants. Part Ⅰ: Survey of Leguminosae: a study in adaptive radiation. *Bot. Rev.*, 63: 356 – 394.

Nichols E, Larsen T, Spector S, Davis AL, Escobar F, Favila M, Vulinec K, The Scarabaeinae Research Network, 2007. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: a quantitative literature review and meta-analysis. *Biol. Conserv.*, 137: 1 – 19.

Nichols E, Spector S, Louzada J, Larsen T, Amezquita S, Favila ME, 2008. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biol. Conserv.*, 141: 1461 – 1474.

Owen-Smith RN, 1983. Management of Large Mammals in African Conservation Areas: Proceedings of a Symposium Held in Pretoria, South Africa, 29 – 30 April 1982. HAUM, Kagiso, Pretoria.

Qian YQ, Ma KP, 1994. Principles and Methodologies of Biodiversity Studies. China Science and Technology Press, Beijing. 141 – 165. [钱迎倩，马克平，1994. 生物多样性研究的原理与方法. 北京：中国科学技术出版社. 141 – 165]

Slade EM, Mann DJ, Villanueva JF, Lewis OT, 2007. Experimental evidence for the effects of dung beetle functional group richness and composition on ecosystem function in a tropical forest. *J. Anim. Ecol.*, 76: 1094 – 1104.

Spector S, 2006. Scarabaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): an invertebrate focal taxon for biodiversity research and conservation. *Coleopts. Bull.*, 60: 71 – 83.

Steenkamp HE, Chown SL, 1996. Influence of dense stands of an exotic tree, *Prosopis glandulosa* Benson, on a savanna dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) assemblage in southern Africa. *Biol. Conserv.*, 78: 305 – 311.

Verdú JR, Moreno CE, Sánchez-Rojas G, Numa C, Galante E, Halffter G, 2007. Grazing promotes dung beetle diversity in the xeric landscape of a Mexican Biosphere Reserve. *Biol. Conserv.*, 140: 308 – 327.

（责任编辑：袁德成）